

Tartu Ülikool
Loodus- ja täppisteaduste valdkond
Ökoloogia ja Maateaduste Instituut
Botaanika osakond

Iris Reinula

TAIMEDE GENEETILISE JA LIIGILISE MITMEKESISUSE VAHELISED SEOSED

Bakalaureusetöö ökoloogias ning elustiku kaitses
12 EAP-d

Juhendajad: Teadur Tsipe Aavik
Doktorant Marge Thetloff

Tartu 2016

Infoleht

Taimede geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelised seosed

Töö eesmärgiks on uurida geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelise seose olemust ning analüüsida seda seost mõjutavaid mehhanisme ja tegureid. Vaadeldakse kolme põhilisemat mehhanismi: paralleelsed protsessid, geneetilise mitmekesisuse mõju liigilisele ja vastupidi. Erinevate mehhanismide ja tegurite (nt kasvukohtade vaheline sidusus ja pindala) koostoimel võib esineda nii positiivseid kui ka negatiivseid seoseid. Tulemust võivad mõjutada ka nt uuritud liikide omadused, uurimisala eripärad ja proovide kogumise meetod. Kuna vaadeldud uurimuste põhjal võib järeldada, et geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vaheline seos varieerub sõltuvalt kontekstist, ei tohiks ka looduskaitse tegevuses konteksti arvesse võtmata eeldada nendevahelist positiivset seost. Selle eeldamine võib kahjustada elurikkuse kaitset.

Märksõnad: bioloogiline mitmekesisus, geneetiline mitmekesisus, koosluste geneetika, liigiline mitmekesisus, liigilise-geneetilise mitmekesisuse vahelised seosed, looduskaitse

CERCS teadusalade koodid: B225 Taimegeneetika, B270 Taimeökoloogia

Relationship between genetic diversity and species diversity of plants

The purpose of this thesis is to analyze the nature of genetic and species diversity and investigate the mechanisms and factors affecting these two components of diversity. Three major mechanisms have been proposed: parallel processes, genetic diversity influencing species diversity and *vice versa*. Interactions between the different mechanisms and factors (e.g. connectivity between habitats, habitat area) can result in positive or negative correlations between these diversities. Results may also be affected by the characteristics of the study species, specifics of the study area and the method of collecting samples. Studies examined in the current thesis indicate that the correlation between genetic and species diversity varies depending on the context. Therefore, positive correlations between genetic and species diversity without taking into account the context should not be expected in conservation activities. Assuming this may jeopardize effective conservation of biodiversity.

Keywords: biodiversity, community genetics, conservation, genetic diversity, species diversity, species-genetic diversity correlations (SGDC)

CERCS research field codes: B225 Plant genetics, B270 Plant ecology

Sisukord

| | |
|---|----|
| Infoleht | 2 |
| Sissejuhatus | 5 |
| 1. Geneetiline mitmekesisus..... | 7 |
| 1.1. Geneetilist mitmekesisust mõjutavad protsessid | 7 |
| 1.2. Neutraalne ja adaptiivne geneetiline mitmekesisus | 8 |
| 1.3. Geneetilise mitmekesisuse mõõdikud | 9 |
| 1.4. Geneetilise mitmekesisuse markerid | 11 |
| 2. Liigiline mitmekesisus | 13 |
| 2.1. Liigilist mitmekesisust mõjutavad tegurid | 13 |
| 2.2. Liigilise mitmekesisuse mõõdikud | 15 |
| 3. Geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelised seosed..... | 17 |
| 3.1. Geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelise seose mehhanismid | 18 |
| 3.1.1. Paralleelsed protsessid | 18 |
| 3.1.2. Otsesed mõjud..... | 19 |
| 3.1.2.1. Geneetilise mitmekesisuse mõju liigilisele mitmekesisusele..... | 19 |
| 3.1.2.2. Liigilise mitmekesisuse mõju geneetilisele mitmekesisusele | 20 |
| 3.2. Teised geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelist seost mõjutavad tegurid | 21 |
| 3.2.1. Neutraalsed ja adaptiivsed markerid | 21 |
| 3.2.2. Liigirikkus ja liikide ühtlus | 22 |
| 3.2.3. Uuritud liikide arv ja omadused..... | 22 |
| 3.2.4. Uurimisala eripärad..... | 24 |
| 3.2.5. Proovide kogumise meetod ja skaala | 25 |
| 3.2.6. Reageering keskkonna omadustele | 26 |
| 3.2.7. Mutatsioonide esinemise sagedus | 26 |
| 4. Geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelise seose tähtsus looduskaitstes | 27 |

| | |
|--|----|
| Kokkuvõte | 29 |
| Summary | 31 |
| Tänuavaldused..... | 33 |
| Kasutatud kirjandus | 34 |
| Lisad | 39 |
| Lisa 1. Sõnastik..... | 39 |
| Lisa 2. Ülevaade töös kasutatud üksikuurimustest | 40 |

Sissejuhatus

Elurikkusel ehk bioloogilisel mitmekesisusel on Bioloogilise mitmekesisuse konventsiooni kohaselt kolm taset: ökosüsteemide mitmekesisus, liigiline mitmekesisus ja geneetiline mitmekesisus ("The Convention on Biological Diversity"). Kuigi liigisisene geneetiline mitmekesisus mõjutab oluliselt nii liikide kohasust kui ka evolutsioonilist potentsiaali ehk võimet kohaneda muutuvate keskkonnatingimustega (Leimu *et al.* 2006; Reed & Frankham 2003) ja on seega üheks eelduseks elurikkuse säilimisele ka teistel bioloogilise mitmekesisuse tasemetel, on enamik looduskaitsetegevusi keskendunud eeskätt liigilise mitmekesisuse kaitsele, taastamisele ja hindamisele. Üheks põhjuseks on eeldus, et taimede liigiline mitmekesisus mingis kasvukohas peegeldab ka seal kasvavate taimede geneetilist mitmekesisust (Vellend & Geber 2005). Kuna liigilist mitmekesisust on lihtsam ja odavam mõõta kui geneetilist, oleks nendevahelise positiivse seose olemasolu igati kasulik looduskaitsele tegevusele: koosluste liigilist mitmekesisust saaks kasutada samas kasvukohas kasvavate liikide geneetilise mitmekesisuse indikaatorina (Kahilainen *et al.* 2014).

Koosluste geneetika (*community genetics*) on valdkond, mis uurib geneetilise mitmekesisuse ja koosluste ökoloogilise struktuuri ning funktsiooni (nt liigirikkus ja produktiivsus) vahelisi seoseid. Molekulaarsete meetodite kasutuselevõtt ökoloogias on võimaldanud üha sagedamini hinnata paralleelselt koosluste omadustega ka kooslustes kasvavate liikide liigisisest geneetilist mitmekesisust. Vastavates uurimustes on aga jõutud vastakate tulemusteni (Taberlet *et al.* 2012; Whitlock 2014): liigiline mitmekesisus ei ole alati geneetilise elurikkusega positiivselt seotud. Niisiis ei pruugi liigilise mitmekesisuse kasutamine geneetilise mitmekesisuse indikaatorina looduskaitstes olla põhjendatud.

Käesoleva töö eesmärgiks on anda ülevaade erinevatest uurimustest, mis on käsitlenud taimede liigilise ja liigisisese geneetilise mitmekesisuse vahelisi seoseid. Töö esimeses ja teises peatükis tutvustatakse taimede geneetilise ja liigilise mitmekesisuse olemust ning peamisi mitmekesisust mõjutavaid protsesse, mis on olulised elurikkuse erinevate tasemete vaheliste seoste mõistmiseks. Geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelise seose olemasolu ja suunda võib olulisel määral mõjutada mitmekesisuse komponentide hindamise metoodika, mistõttu käsitletakse töös ka põhilisi geneetilise ja liigilise mitmekesisuse mõõtmise meetodeid. Kolmandas peatükis kirjeldatakse erinevaid geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelist seost mõjutavaid ökoloogilisi mehhanisme ja muid tegureid. Neljandas peatükis käsitletakse

geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelise seose olulisust looduskaitsetegevuse planeerimisel ja hindamises. Geneetilise terminoloogia mõistmise hõlbustamiseks on bakalaureusetööle lisatud sõnastik (Lisa 1), milles esinevad sõnad on esmamainimisel ära märgitud tärniga.

1. Geneetiline mitmekesisus

Geneetiline mitmekesisus seisneb sama liigi isenditevahelistes samades DNA piirkondades (lookustes*) esinevates järjestuste erinevustes (alleelides*) (Frankham *et al.* 2004). Kõrgem geneetiline mitmekesisus tagab organismidele parema kohasuse (Leimu *et al.* 2006; Reed & Frankham 2003) ning võime adapteeruda muutuvate keskkonnatingimustega (Hauser & Loeschcke 1996). Mida kõrgem on geneetiline mitmekesisus, seda rohkem on olemas geneetilist materjali, mis võib uutes keskkonnatingimustes kasulikuks osutuda. Hea kohastumisvõime on eriti oluline taimede puhul, sest taimed on enamasti paiksed ehk sessiilsed organismid ning seetõttu on ebasobivate keskkonnatingimuste eest sobivamasse kasvukohta liikumine küllaltki keeruline või võimatu. Keskkonnatingimuste muutustele on võimalik vastata ka fenotüübiliste* muutustega, kuid pikaajalises perspektiivis ei pruugi see jätkusuutlik olla, sest fenotüübiline plastilisus on geneetilise variatsiooni vähesuse, ehituslike piirangute või ressursside kättesaadavuse tõttu tihti piiratud (Leimu *et al.* 2010). Kuna ka fenotüübiline plastilisus on positiivselt seotud geneetilise mitmekesisusega (Leimu *et al.* 2006), siis on geneetilise mitmekesisus üks liikide püsijäämise eeldusi.

Käesolevas peatükis käsitletakse erinevaid protsesse, mis geneetilist mitmekesisust mõjutada võivad ning mis on olulised geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelisi seoseid kujundavate mehhanismide mõistmiseks. Kuna seoste esinemist võib mõjutada geneetilise elurikkuse hindamise meetoodika, antakse ülevaade ka geneetilise mitmekesisuse hindamiseks kasutatavatest markeritest ja mõõdikutest.

1.1. Geneetilist mitmekesisust mõjutavad protsessid

Geneetilist mitmekesisust mõjutavad peamiselt neli protsessi: geenitriiv*, geenivool*, mutatsioonid ja looduslik valik. Taimede puhul sõltub geneetiline mitmekesisus ka paljunemisviisist: üldjuhul on võõrtolmlevad liigid geneetiliselt mitmekesisemad kui isetolmlevad liigid (Glémin *et al.* 2006; Koelling *et al.* 2011).

Geenitriiviks nimetatakse alleelide sageduste juhuslikke põlvkondadevahelisi muutusi populatsioonides. Geenitriivi suhteline mõju geneetilisele varieeruvusele on suurem väikestes populatsioonides (Balkenhol *et al.* 2016). Geenitriivi erijuhtudeks on pudelikaelaefekt* ja rajajaefekt*. Pudelikaelaefekti tulemusel väheneb algselt suure geneetilise mitmekesisusega

populatsiooni arvukus oluliselt, millega kaasneb geneetilise mitmekesisuse kahanemine. Rajajaefekt esineb uute populatsioonide moodustumisel vähestest isenditest (Heinaru 2012), mistõttu iseloomustab selliseid populatsioone suhteliselt madal geneetiline mitmekesisus.

Geenivool on geenide liikumine populatsioonide vahel (Heinaru 2012). Taimepopulatsioonide vaheline geenivool leiab aset seemnete ja õietolmu leviku teel. Geenivool aitab taastada geenitriivi ja/või loodusliku valiku survele vähenenud geneetilist mitmekesisust ning kahandab geneetilisi erinevusi populatsioonide vahel (Frankham *et al.* 2004). Kaasaegsed muutused maastiku struktuuris on aga põhjustanud populatsioonide ruumilist killustumist, mille tulemusena on geenivool populatsioonide vahel märkimisväärselt kahanenud. See võib omakorda kaasa tuua populatsioonide sisese geneetilise mitmekesisuse vähenemise ja sellega seotud kohasuse languse (Young *et al.* 1996).

Mutatsioonid, mis on organismi kindlas kromosoomilookuses toimuvad DNA muutused (Heinaru 2012), on aluseks geneetilise mitmekesisuse kujunemisele (Frankham *et al.* 2004). Mutatsioonid on olemuselt juhuslikud ning võivad tekkida spontaanselt või mutageensete toimeainete kaasabil. Mutatsioonid võivad olla neutraalse, positiivse või negatiivse efektiga. Mutatsioonid on aluseks ka molekulaarsete markerite* leidmisel.

Looduslik valik on isendite ebavõrdne ellujäämine ja järglaste andmine keskkonnas, mis eelistab isendeid, kellel on selle keskkonna jaoks paremad kohastumused. Loodusliku valiku tulemuseks on vähemkohaste isendite eemaldamine (Heinaru 2012). Looduslik valik on pikaajaline mehhanism keskkonnamuutustega toimetulekuks (Frankham *et al.* 2004).

1.2. Neutraalne ja adaptiivne geneetiline mitmekesisus

Sõltuvalt sellest, milliste DNA piirkondade järjestuste erinevusi analüüsitakse, võib geneetilise mitmekesisuse jagada kaheks: neutraalseks ja adaptiivseks geneetiliseks mitmekesisuseks. Neutraalsete ja adaptiivsete geneetiliste erinevuste analüüs võimaldab kindlaks teha, milline on erinevate geneetilist mitmekesisust mõjutavate tegurite (geenitriiv, geenivool, looduslik valik) suhteline mõju (Holderegger *et al.* 2006).

DNA järjestused lookustes, mida kasutatakse neutraalse geneetilise mitmekesisuse hindamiseks, ei kodeeri valke ning seega ei allu need DNA piirkonnad otseselt ka looduslikule valikule (Holderegger *et al.* 2006). Neutraalse geneetilise mitmekesisuse mõjutajateks on põhiliselt geenivool ja geenitriiv (Balkenhol *et al.* 2016) ning seega aitab neutraalse geneetilise

mitmekesisuse hindamine analüüsida muu hulgas näiteks maastiku struktuuri mõju populatsioonidevahelisele levikule (Holderegger *et al.* 2006). Neutraalset geneetilist mitmekesisust ei saa aga kasutada adaptiivse geneetilise mitmekesisuse indikaatorina, kuna neutraalsel geneetilisel mitmekesisusel pole otsest põhjuslikku seost organismide kohasusega (Reed & Frankham 2001).

Neid DNA lookusi, mis osalevad valkude kodeerimises ja alluvad seega looduslikule valikule, nimetatakse adaptiivseteks lookusteks ning alleelide varieerumine nendes lookustes kujundab adaptiivset geneetilist mitmekesisust. Seega mõjutab adaptiivne geneetiline mitmekesisus otseselt isendite kohasust (Holderegger *et al.* 2008), tänu millele sobivad adaptiivsed markerid isendi kohastumisvõimet puudutavatele küsimustele vastamiseks (Holderegger *et al.* 2006).

Hiljuti ilmunud meta-analüüsis (Whitlock 2014) järeldati, et nii liigilise mitmekesisuse kui ka muude kooslust iseloomustavate parameetrite (nt produktiivsus) ja geneetilise mitmekesisuse vahelise seose hindamiseks tuleks analüüsida just adaptiivset geneetilist mitmekesisust. Tänapäeval on enamikes nii looduskaitsegeneetilistes töodes laiemalt kui ka geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelisi seoseid vaadelnud uurimustes kasutatud aga eeskätt neutraalset geneetilist mitmekesisust, kuna neutraalse geneetilise mitmekesisuse hindamine on laboritööde mahu ja maksumuse poolest olnud odavam kui adaptiivsete markerite iseloomustamine ja nendel põhineva adaptiivse geneetilise mitmekesisuse hindamine.

1.3. Geneetilise mitmekesisuse mõõdikud

Geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vaheliste seoste uurimisel võib oluliseks osutuda see, millist geneetilise mitmekesisuse mõõdikut kasutatakse. Näiteks kasutasid He *et al.* (2008) oma uurimuses nii alleelide mitmekesisust kui ka oodatavat heterosügootsust. Selgus, et oodatav heterosügootsus oli seotud uuritava ala pindalaga, alleelide mitmekesisus aga mitte. Tihti kasutatakse ka geneetilise ja liigilise mitmekesisuse mõõdikuid, mis on üksteisega analoogsed (nt alleelide mitmekesisus ja liigirikkus, oodatav heterosügootsus ja Simpsoni indeks; Wei & Jiang 2012). Kuna töös kasutatud uurimustes geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelistest seostest on hinnatud geneetilist mitmekesisust peamiselt populatsioonide tasemel, siis tutvustatakse käesolevas peatükis olulisemaid populatsioonipõhiseid geneetilise mitmekesisuse indikaatoreid.

Alleelisagedus (*allelic frequency*) on kindla alleeli suhteline sagedus populatsioonis. Näiteks kui populatsioonis on kaheksa isendit genotüübiga A_1A_1 ja kaks isendit genotüübiga A_1A_2 , on alleelil A_1 18 koopiat ja alleelil A_2 kaks koopiat. Seega on alleeli A_1 sagedus 0,9 ja alleeli A_2 sagedus 0,1. Tihti kasutatakse ka alleelide arvu ehk alleelide mitmekesisust (*number of alleles*, *allelic richness* A) (Frankham *et al.* 2004). Kuna alleelide mitmekesisust mõjutab olulisel määral analüüsitud proovide arv populatsioonis, kasutatakse sageli sellist alleelide mitmekesisuse indeksit (A_R), mille puhul on võetud arvesse ka proovide arvu (Kalinowski 2004).

Heterosügootsus on mingi vaadeldud lookuse suhtes heterosügootsete isendite osakaal populatsioonis (Heinaru 2012). Populatsioonigeneetilistes töödes eristatakse enamasti oodatavat heterosügootsust (*expected heterozygosity* H_E) ja vaadeldud heterosügootsust (*observed heterozygosity* H_O). Oodatava heterosügootsuse arvutamisel on aluseks Hardy-Weinbergi tasakaal*. Kui lookuses on kaks alleeli, väljendatakse oodatavat heterosügootsust võrrandiga $H_e = 2pq$, kus p ja q on alleelide sagedused. Kui lookuses on rohkem alleele, on oodatavaks heterosügootsuseks üks miinus ruutu võetud alleelisageduste summa:

$$H_e = 1 - \sum_{i=1}^{\text{alleelide arv}} p_i^2,$$

kus p_i on i -nda alleeli sagedus (Frankham *et al.* 2004).

Vaadeldud heterosügootsus on heterosügootide osakaal vaadeldud isendite seas. Kuna vaid ühes lookuses esinev informatsioon ei kirjelda tõenäoliselt väga täpselt liigi kõikides lookustes esinevat geneetilist mitmekesisust, on mõistlik kasutada kõigi analüüsitud lookuste keskmist heterosügootsust (Frankham *et al.* 2004).

Eelpool mainitud geneetilise mitmekesisuse indikaatoreid on käesolevas töös vaadeldud uuringutes sagedamini kasutatud. Lisaks sellele on geneetilist mitmekesisust mõõdetud ka genotüüpide* mitmekesisuse (*genotype richness*), geneetilise erinevuse (*gene differentiation* (G_{ST})), polümorfsete bändide (*bands*) arvu (A), amplifitseeritud fragmentide pikkuspolümorfismi (AFLP) bändide mitmekesisuse (*AFLP band richness*, *AFLP band diversity*), keskmise juhuslikult amplifitseeritud polümorfse DNA (RAPD) bändide (*bands*) mitmekesisuse, Nei mitmekesisuse (h), Shannoni indeksi (I) ning Hilli indeksi abil.

1.4. Geneetilise mitmekesisuse markerid

Kuna organismide kogu genoomi järjestuste hindamine pole populatsioonide tasemel geneetilise mitmekesisuse hindamiseks (veel) võimalik, siis kasutatakse geneetilise mitmekesisuse määramiseks teatud piirkondi DNA-st või DNA poolt kodeeritavaid valgujärjestusi ehk markereid eeldades, et markerite varieeruvus peegeldab geneetilist varieeruvust kogu genoomis.

Tänapäeval kasutataksegi geneetilise mitmekesisuse hindamiseks valdavalt DNA-põhiseid meetodeid. Selliste meetodite eeliseks on organismide elutegevuse vähene segamine: piisab vaid väikesest organismi osast, mis ei pea olema värske või värskelt külmutatud. Varasemalt kasutatud ensüümipõhised meetodid, mis kujutavad endast sama geeni erinevate alleelide poolt kodeeritud valgujärjestuste (ensüümivariantide ehk allosüümide) või erinevate geenide eri alleelide poolt kodeeritud samade valgujärjestuste (ehk isosüümide) erinevuste hindamist, vajavad aga värsket materjali (Frankham *et al.* 2004; Heinaru 2012).

Käesolevas töös vaadeldavates uurimustes on molekulaarsete markeritena kasutatud peamiselt mikrosatelliite (SSR; *Simple Sequence Repeats*), ühenukleotiidseid polümorfisme (SNP; *Single Nucleotide Polymorphisms*;) ja amplifitseeritud fragmentide pikkuspolümorfisme (AFLP; *Amplified Fragment Length Polymorphisms*).

Mikrosatelliidid on tuuma DNAs olevate 2–6 nukleotiidi* pikkuste lõikude kordused. Erinevatel isenditel võib selliste korduste arv erineda. Näiteks võib üks alleel olla üheksa kordusega, teine aga kümne kordusega. Selliseid erineva pikkusega allelele saab mõõta geelelektroforeesi abil (Holderegger *et al.* 2008). Geelelektroforees seisneb makromolekulide eraldamises elektripotentsiaali gradiendil näiteks laengu või pikkuse järgi (Frankham *et al.* 2004). Mikrosatelliitide kasutamisel on mitmeid eeliseid. Näiteks on nad genoomis üsna arvukad ning kuna nad muteeruvad kiiresti, on nende alleelide mitmekesisus üldjuhul üsna suur. Mikrosatelliitide kasutamise eeliseks on ka väljatöötamise suhteline odavus. Mikrosatelliitide puuduseks on aga mikrosatelliitide praimerite* liigispetsiifilisus, mille tõttu peab iga liigi jaoks uued praimerid välja töötama (Selkoe & Toonen 2006; Varshney *et al.* 2005). Kui aga ühe liigi jaoks on praimerid juba välja töötatud, siis saab sama metoodikat kasutada ka teistes laborites, mis tähendab, et erinevates laborites tehtud uurimused sama liigi geneetilise mitmekesisuse kohta on omavahel hästi võrreldavad.

Ühenukleotiidsed polümorfismid (SNP-d) on üle kogu genoomi esinevad üksikute aluspaaride variatsioonid. SNP-de rohkus genoomis muudab nendega tehtud analüüsid võrreldes teistel markeritel põhinevate töödega täpsemaks. DNA sekveneerimismeetodite üha laialdasema kasutamise tõttu kasutatakse SNP-e üha rohkem (Manel *et al.* 2010). Uuemad meetodid, näiteks RAD-sekveneerimine (*restriction-site associated DNA sequencing*; Etter *et al.* 2011), võimaldavad kirjeldada tuhandeid SNP-e ühe uurimisliigi kohta, sealhulgas ka selliseid markereid, mis asuvad DNA kodeerivas piirkonnas (ehk adaptiivseid markereid). Enamikes geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelisi seoseid analüüsivates töodes on aga kasutatud neutraalseid markereid, mis ei pruugi anda seose kohta piisavat informatsiooni (Whitlock 2014). Seega võib arvata, et uued meetodid, mis võimaldavad analüüsida adaptiivset geneetilist varieeruvust palju hõlpsamalt kui seni, toovad lähiaastatel uusi tulemusi ka koosluste geneetika valdkonnas.

AFLP-de puhul paljundatakse polümeraasahelreaktsiooni* (PCR) abil üle kogu genoomi esinevad sajad DNA fragmendid, mille pikkus isendite vahel varieerub. Geneetilise mitmekesisuse hindamise aluseks ongi fragmentide pikkuste analüüs. Meetodit kasutatakse tihti just taimede geneetilise mitmekesisuse hindamiseks (Holderegger *et al.* 2008). AFLP-d on dominantsed markerid, mis tähendab seda, et heterosügootsust pole vaadeldavates lookustes võimalik hinnata. Erinevalt AFLP-dest on SNP-id ja mikrosatellidid kodominantsed (mõlemad tunnused avalduvad üheaegselt) markerid ning selliste markerite abil on võimalik näiteks diploidse organismi puhul eristada analüüsitavates lookustes kummaltki vanemalt pärit alleele (Balkenhol *et al.* 2016).

2. Liigiline mitmekesisus

Liigiline mitmekesisus on ilmselt kõige lihtsamini mõistetav osa bioloogilisest mitmekesisusest, sest see on nähtav ning võrreldes geneetilise mitmekesisusega kergemini mõõdetav. Tihti kasutatakse bioloogilist mitmekesisust liigilise mitmekesisuse sünonüümina. Liigilise mitmekesisuse sünonüümina kasutatakse ka liigirikkust, kuid nagu järgnevates alapeatükkides kirjeldatakse, on liigirikkus vaid üks liigilise mitmekesisuse komponente. Erinevad komponendid võivad geneetilise mitmekesisusega erinevalt seotud olla (Han *et al.* 2014) ning seetõttu peaks geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vaheliste seoste uurimisel arvestama ka liigilise mitmekesisuse erinevate komponentidega.

Liigilist mitmekesisust võib vaadata erinevatel ruumilistel tasemetel. α -mitmekesisuse moodustavad ühes koosluses leiduvad liigid. β -mitmekesisuseks nimetatakse samasuguste koosluste omavahelist erinevust. γ -mitmekesisus on erinevates kooslustes leiduvate liikide summa (Levin *et al.* 2009). β -mitmekesisust võib matemaatiliselt väljendada γ - ja α -mitmekesisuse jagatisena. Käesolevas töös kasutatud uurimustes on enamasti käsitletud α -mitmekesisust ehk lokaalset mitmekesisust (Nestmann *et al.* 2011; Simental-Rodríguez *et al.* 2014), kuid mõned uurimused on käsitletud ka β -mitmekesisust (Kahilainen *et al.* 2014) ja γ -mitmekesisust ehk regionaalset mitmekesisust (Stewart *et al.* 2016; Taberlet *et al.* 2012).

2.1. Liigilist mitmekesisust mõjutavad tegurid

Liigilist mitmekesisust võivad mõjutada paljud erinevad nii biotilised kui abiotilised tegurid. Järgnevas alapeatükis kirjeldatakse vaid neid, mis käesolevas töös vaadeldud uurimuste põhjal on olulised geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vaheliste seoste mõistmisel. Sarnaselt geneetilist mitmekesisust mõjutavatele protsessidele (geenitriiv, geenivool, mutatsioonid ja looduslik valik) võivad liigilist mitmekesisust mõjutada juhuslikud muutused liikide sagedustes, migratsioon, liigiteke ja keskkonna heterogeensus. Lisaks võib liigilist mitmekesisust eelnimetatud protsesside mõjutamise kaudu suurendada või kahandada ka kasvukohtade pindala ja kasvukohtade vaheline sidusus ja pindala, häiring, fasilitatsioon ehk soodustamine (*facilitation*) ja konkurents.

Kasvukoha pindala on üks olulisemaid liigilist mitmekesisust mõjutavaid tegureid. Üldine seaduspära, mida kutsutakse ka liigirikkuse-pindala suhteks (*species-area relationship SAR*),

ütleb, et pindala suurenedes kasvab ka liikide arv. Esiteks, taimede leviku tõenäosus suuremale alale on üldjuhul kõrgem. Teiseks, kuna taimepopulatsioonid on suurema pindalaga kasvukohtades üldiselt suuremad, on taimeliigi kadumise tõenäosus sellistel aladel madalam. Lisaks võivad keskkonnatingimused suuremal alal rohkem varieeruda, pakkudes kasvukohta erinevatele liikidele (Levin *et al.* 2009). Sidusus peegeldab kasvukoha ruumilist lähedust teiste sarnaste kasvukohtadega. Sidusus mõjutab liigilist mitmekesisust isendite kasvukohtade vahelise leviku kaudu. Parema sidususega aladele liigub leviseid rohkematest liikidest (Wei & Jiang, 2012). Seega on suurema pindalaga ning sidususega kasvukohad enamasti liigirikkamad.

Keskkonna heterogeensus võib olla ruumiline, ajaline või ajalis-ruumiline (Kahilainen *et al.* 2014). Käesolevas töös kasutatud uurimused on valdavalt analüüsinud just ruumilise heterogeensususe mõju liigilise ja geneetilise mitmekesisuse vahelisele seosele. Keskkonna heterogeensus mõjutab liigilist mitmekesisust peamiselt valiku kaudu. Keskkonna heterogeensus suurenedes suureneb kasvukohtade ja seega ka liikide arv ning seega võib heterogeensemates kasvukohtades kasvada rohkem liike kui homogeensetes kasvukohtades. Samas võib keskkonna heterogeensus soodustada ka generalistlike liikide levikut ja domineerimist ning selle kaudu vähendada liigilist mitmekesisust (Kahilainen *et al.* 2014). Niisiis võib keskkonna heterogeensus liigilist mitmekesisust mõjutada erinevalt, mis omakorda võib põhjustada erinevaid geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelisi seoseid (Vellend & Geber, 2005).

Üldjuhul eeldatakse, et häiringute mõju liigilisele mitmekesisusele on negatiivne. Tõepoolest on väga kõrge häiringute sagedusega kasvukohtade liigiline mitmekesisus madal. Madal võib aga olla ka väga madala häiringute sagedusega kasvukohtade liigiline mitmekesisus. Liigiline mitmekesisus on kõrgeim just mõõduka häiringuga kasvukohtades (Rosenzweig 1995).

Liigilist mitmekesisust mõjutavad ka organismide omavahelised suhted. Geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelist seost käsitlevates uurimustes on enim tähelepanu pööratud taimedevahelisele konkurentsile (Ehlers *et al.* 2016) ja fasilitatsioonile ehk soodustamisele (Brooker *et al.* 2008).

2.2. Liigilise mitmekesisuse mõõdikud

Käesolevas töös vaadeldud uurimustes on põhiliste liigilise mitmekesisuse indikaatoritena kasutatud liigirikkust ja ühtlust ning indekseid, mis hõlmavad nii liigirikkuse kui ka ühtluse komponenti: Shannoni, Simpsoni ja Hilli indeksit. Liigirikkus näitab mingil pindalal olevate liikide arvu, kuid ei võta arvesse erinevate liikide suhtelist osakaalu. Liikide ühtlus kirjeldab seda, milline on erinevate liikide osakaal. Näiteks kui ühe liigi isendeid on 500, teise liigi isendeid aga 50, ei ole liigid väga ühtlaselt jaotunud. Kui aga vastavateks arvudeks on näiteks 50 ja 54, on ühtlus kõrgem (Levin *et al.* 2009).

Mitmed indeksid võtavad arvesse nii liigirikkust kui ühtlust. Üheks levinumaks neist on Shannoni indeks:

$$H = -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \text{ või } e^H,$$

kus p_i on i liigi indiviidide osakaal kõigist isenditest,

S on liikide arv koosluses.

Väga palju kasutatakse ka Simpsoni indeksit:

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2 \text{ või } D' = (\sum_{i=1}^S p_i^2)^{-1},$$

kus p_i on i liigi indiviidide osakaal kõigist isenditest,

S on liikide arv koosluses.

Võrreldes Shannoni indeksiga on Simpsoni indeks tundlikum liikide ühtlusele kui liigirikkusele, Shannoni indeks on aga tundlikum liigirikkusele (Levin *et al.* 2009).

Hilli indeks võtab aga eelnevad indeksid ja liigirikkuse kokku:

$$N_a = (\sum_{i=1}^S p_i^a)^{1/(1-a)},$$

kus p_i on i liigi indiviidide osakaal kõigist isenditest,

S on liikide arv koosluses,

a on muutuja, mille tüüpilisemad väärtused on 0, 1, 2.

Andes a -le erinevaid väärtusi, muutub rohkearvuliste ja haruldaste liikide osatähtsus. Väiksemad väärtused annavad haruldastele liikidele, suuremad väärtused aga rohkearvuliste liikidele suurema tähtsuse. Andes a -le väärtuse 0, on tulemuseks liigirikkus, väärtuse 1 juures

saame aga Shannoni indeksi eksponentsiaalse vormi ning väärtuse 2 juures Simpsoni indeksi (Tuomisto 2010).

Veel on antud töös käsitletud uurimustes kasutatud järgnevat mitmekesisuse indeksit:

$$E = D^{-1}/S ,$$

kus D on Simpsoni indeks,

S on liikide arv koosluses (Puşcaş *et al.* 2008).

3. Geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelised seosed

Käesolevas töös vaadeldud geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelisi seoseid käsitlevad uurimused võib jagada kolmeks: (1) vaatlustel põhinevateks (Lisa 2, nt Avolio & Smith 2013; Han *et al.* 2014; Odat *et al.* 2004; Puşcaş *et al.* 2008), (2) simulatsioonidel põhinevateks (Vellend 2006, 2005) ning (3) meta-analüüsideks ja ülevaateartikliteks (Ehlers *et al.* 2016; Kahilainen *et al.* 2014; Vellend *et al.* 2014; Whitlock 2014). Simulatsioonidel põhineva analüüsi eeliseks võrreldes looduses või katseliselt läbiviidud uurimustega on see, et uurijal on võimalik kontrollida erinevaid uuritavat seost mõjutavaid protsesse ning hinnata erinevate tegurite suhtelist mõju modelleerimise tulemusel tekkivate liigilise ja geneetilise mitmekesisuse mustritele. Tähelepanu tasub aga pöörata asjaolule, et kuna tihti keskendutakse mõnele kindlale protsessile, peaks nendesse tulemustesse suhtuma ettevaatlikult, sest looduses võib mõni teine protsess või nende koosmõju anda hoopis teistsuguseid tulemusi (Vellend 2005).

Enamikes töodes on analüüsitud ühe (Avolio & Smith 2013; Csörgő *et al.* 2014; Han *et al.* 2014; Odat *et al.* 2004; Puşcaş *et al.* 2008) või mitme (Stewart *et al.* 2016; Taberlet *et al.* 2012) taimeliigi populatsioonide geneetilise mitmekesisuse seoseid samades kasvukohtades kirjeldatud koosluste liigilise mitmekesisusega (Lisa 2). Paljudes uuringutes on kirjeldatud positiivset seost geneetilise ja liigilise elurikkuse vahel (He *et al.* 2008; Odat *et al.* 2010; Simental-Rodríguez *et al.* 2014; Stewart *et al.* 2016), kuid on ka leitud vastupidiseid seoseid (Nestmann *et al.* 2011; Xu *et al.* 2016). Arvukates uuringutes seos geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahel puudus (Avolio & Smith 2013; Odat *et al.* 2004; Puşcaş *et al.* 2008; Silvertown *et al.* 2009; Taberlet *et al.* 2012). Käesolevas peatükis antakse ülevaade geneetilise ja liigilise mitmekesisuse seost kujundavatest ökoloogilistest mehhanismidest ning teistest teguritest, mis seda seost mõjutada võivad.

3.1. Geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelise seose mehhanismid

3.1.1. Paralleelsed protsessid

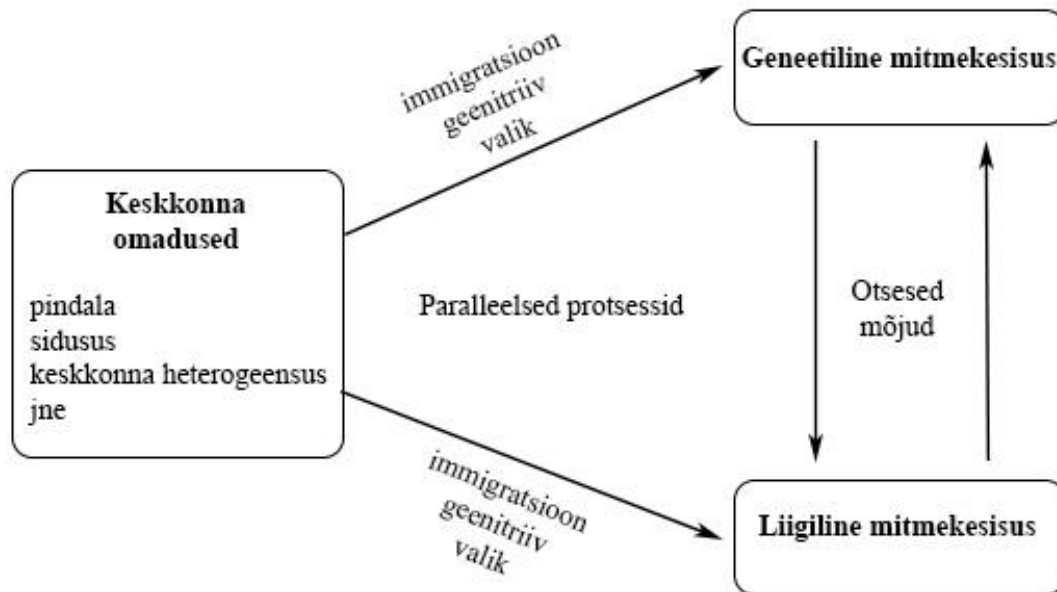
Geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelist positiivset seost võivad põhjustada n-ö. paralleelsed protsessid (vt joonis 1.) ehk kasvukoha omaduste sarnane mõju mõlemale mitmekesisusele (Vellend & Geber 2005). Omadused, mis võivad sarnaselt mõjutada nii geneetilist kui liigilist mitmekesisust, on näiteks kasvukoha suurus, sidusus ja keskkonna heterogeensus (Kahilainen *et al.* 2014). Need omadused võivad geneetilist ja liigilist mitmekesisust mõjutada migratsiooni, geenitriivi ja valiku kaudu, avaldades mõju vastavalt alleelide mitmekesisusele või liikide arvule (Vellend & Geber 2005).

Suurema pindalaga kasvukohas esineb üldiselt rohkem liike. Tänu sellele väheneb juhuslike väljasuremiste tõenäosus. Geneetilisele mitmekesisusele mõjub ala suurus analoogselt: keskmine populatsiooni suurus üldjuhul kasvab pindala suurenedes, mille tulemuseks on geneetilise mitmekesisuse suurenemine tänu geenifondi paremale esindatusele ning geenitriivi osakaalu vähenemisele (Kahilainen *et al.* 2014).

Suurema sidususega võib kaasneda nii kõrgem geneetiline kui ka liigiline mitmekesisus. Parem sidusus üldjuhul hõlbustab nii seemnete kui õietolmu kasvukohtade vahelist levimist ning suure sidususega alale jõuab suurem hulk leviseid rohkematest liikidest. Parema sidususega populatsioonidesse jõuab leviste ja õietolmuga ka rohkem erinevaid allele. Kui aga vaadelda korraga mitut kasvukohta ning nende vahelisi mitmekesisuste erinevusi, siis võib parem sidusus nii geneetilist mitmekesisust (s.t. populatsioonide vahelist geneetilist erinevust), kui ka liigilist mitmekesisust (β -mitmekesisust) hoopiski vähendada. Suure sidususega maastikul võib edukas levimine takistada stohhastilistel protsessidel ja valikul koosluste liigilises koosseisus ning populatsioonide geneetilises koosseisus kasvukohtade vaheliste erinevuste tekkimist (Kahilainen *et al.* 2014).

Keskkonnatingimuste heterogeensus mõjutab liigilist mitmekesisust peamiselt valiku ning geneetilist mitmekesisust valiku ja geenitriivi kaudu. Suurem heterogeensus annab rohkematele liikidele võimaluse leida sobivaid elupaiku ning võib valiku kaudu soodustada ka erinevate keskkonnatingimustega kohastunud genotüüpide esinemist ja seega suurendada geneetilist mitmekesisust. See toob kaasa positiivse seose geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahel. Keskkonna heterogeensus võib aga soosida generalistlike liikide levimist või genotüüpe, mis

on võimalik erinevaid elupaiku kasutada. Seega võib keskkonna heterogeensus mõlemat mitmekesisust ka vähendada. Keskkonna heterogeensus suurenemisega kaasneb kõrgem liigirikkus võib aga kaasa tuua populatsioonide suuruse kahanemise, mis võib omakorda põhjustada geneetilise mitmekesisuse vähenemist (Kahilainen *et al.* 2014). Seega võib keskkonna suurem heterogeensus nii geneetilist ja liigilist mitmekesisust kui ka nende vahelisi seoseid mõjutada nii positiivselt kui negatiivselt (Kahilainen *et al.* 2014).



Joonis 1. Geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelised mehhanismid. (Vellend & Geber 2005)

3.1.2. Otsesed mõjud

3.1.2.1. Geneetilise mitmekesisuse mõju liigilisele mitmekesisusele

Lisaks paralleelsetele protsessidele võivad geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelist seost põhjustada ka otsesed kahe mitmekesisuse vahelised mõjud (vt joonis 1). Mõju võib toimida mõlemas suunas: geneetiline mitmekesisus võib mõjutada liigilist või vastupidi. Geneetiline mitmekesisus võib liigilist mitmekesisust mõjutada mitmel viisil. Kui koosluses esineb dominantne liik, võib selle liigi geneetiline mitmekesisus koosluse liigilist mitmekesisust mõjutada vähemalt kahel moel. Esiteks võivad erinevad liigid olla eelistatud dominantse liigi

erinevate genotüüpidega konkureerimisel ning seega suureneb dominandi kõrgema geneetilise mitmekesisuse kaudu ka liigiline mitmekesisus. Dominandi kõrgem geneetiline mitmekesisus võib erinevate keemiliste ühendite tootmise kaudu tekitada ka väiksemaskaalalisi erinevusi keskkonnas, mis soodustab liigilise mitmekesisuse teket (Ehlers *et al.* 2016). Teisalt võib aga koosluse dominandi geneetilise mitmekesisuse suurenemine suurendada või tõhustada selle liigi ressursikasutust nii, et teised koosluses olevad liigid võivad kaduda (Vellend & Geber 2005).

Kui erinevate liikide populatsioonidünaamika ei sõltu väga teiste liikide omast, võib geneetilise mitmekesisuse kadu vähendada liigilist mitmekesisust seeläbi, et liikidel on suurem tõenäosus lokaalselt välja surra (Vellend & Geber 2005). Väljasuremise tõenäosust suurendab asjaolu, et geneetilise mitmekesisuse vähenemine võib viia ka kohasuse languseni (Reed & Frankham 2003), mis viib lõpuks liigi kadumiseni.

3.1.2.2. Liigilise mitmekesisuse mõju geneetilisele mitmekesisusele

Liigilise mitmekesisuse mõju geneetilisele on selgitatud kahe hüpoteesi abil. Nišivariatsiooni teooria (*niche variation theory*) kohaselt on populatsioonidel, millel on vähem teistest liikidest konkurente ning mis omavad laiemaid nišše, kõrgem geneetiline mitmekesisus (Van Valen 1965). Seega võib kõrgem liigiline mitmekesisus toimida stabiliseeriva valikuna ning takistada selle kaudu uuritava liigi geneetilise mitmekesisuse kasvu. Vaid mõned liigi genotüübid on teoreetiliselt võimelised paljude konkurentidega koosluses eksisteerima. Simulatsioonidel põhinev analüüs näitas, et liigirikkus võib uuritud liigi geneetilist mitmekesisust suurendada kasvukoha heterogeensuse tõstmise kaudu (Adams & Vellend 2011). Madalama liigirikkuse ehk väiksema arvu erinevate konkurentidega suudab aga koos eksisteerida suurem arv erinevaid genotüüpe (Vellend & Geber 2005). Sellisel juhul mõjutabki liigiline mitmekesisus geneetilist mitmekesisust negatiivselt.

Vastupidiselt eelnevale väidab koeksisteerimise teooria (*coexistence theory*), et erinevad liigid võivad eelistada erinevaid uuritava liigi genotüüpe ning seega peaksid geneetiline ja liigiline mitmekesisus positiivselt korreleeritud olema (Aarssen 1983; Vellend & Geber 2005).

Lisaks eelpool mainitud kahele teooriale võib liigiline mitmekesisus geneetilist mitmekesisust isendite muutumatu koguarvuga kooslustes mõjutada ka populatsiooni suuruse kaudu. Suurendades sellistes kooslustes liikide arvu, väheneb paratamatult ka populatsioonide suurus

ja suureneb geenitriivi suhteline mõju, mis võib omakorda kahandada geneetilist mitmekesisust (Vellend & Geber 2005).

3.2. Teised geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelist seost mõjutavad tegurid

Geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelisi seoseid uurivad tööd on jõudnud vastakate tulemusteni: on leitud nii positiivseid kui negatiivseid seoseid. Paljudes töödes pole seose olemasolu aga üldse tuvastatud. Ajaliselt varasemate uuringute puhul on negatiivseid või puuduvaid seoseid leitud vähem. Üheks põhjuseks võib olla asjaolu, et väheolulised ja negatiivsed efektid jäetakse suure tõenäosusega tähelepanuta või avaldamata (Whitlock 2014). Teiseks põhjuseks võib olla molekulaarsete meetodite kiire areng, mistõttu on geneetilise mitmekesisuse hindamine paralleelselt liigilise mitmekesisuse mõõtmisega muutunud tavalisemaks ning ajapikku täiustuvad ka teadmised koosluse ja populatsioonide vahelistest mõjudest. Järgnevates alapeatükkides käsitletakse võimalikke tegureid, mis lisaks eelpool kirjeldatud mehhanismidele ja põhjustele võivad mõjutada geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelise seose suunda.

3.2.1. Neutraalsed ja adaptiivsed markerid

Erinevad tulemused geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vaheliste seoste kohta võivad sõltuda sellest, kas töös on geneetilise mitmekesisuse hindamiseks kasutatud markereid DNA kodeerivast (adaptiivsed markerid) või mitte-kodeerivast piirkonnast (neutraalsed markerid; vt peatükk 1.2.). Teades, et adaptiivsel geneetilisel mitmekesisusel on otsene mõju isendite fenotüübile, võib vaid adaptiivne geneetiline mitmekesisus liigilist mitmekesisust otseselt mõjutada. Neutraalne geneetiline mitmekesisus võib liigilist mitmekesisust mõjutada kaudselt, kas siis immigratsiooni või geenitriivi kaudu. Niisiis võivad mõlemad geneetilised mitmekesisused liigilist mitmekesisust mõjutada, kuid nende mõju võib olla erinev, sest seoseid põhjustavad mehhanismid erinevad neutraalse ja adaptiivse geneetilise mitmekesisuse puhul. Seega ei tohiks neutraalse geneetilise mitmekesisuse ja liigilise mitmekesisuse vahelist seost kasutada adaptiivse geneetilise mitmekesisuse ja liigilise mitmekesisuse vahelise seose hindamiseks või vastupidi (Whitlock 2014).

3.2.2. Liigirikkus ja liikide ühtlus

Lisaks sellele, et geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vaheliste seoste suund võib sõltuda sellest, kas töös kasutatakse neutraalseid või adaptiivseid markereid, võib tulemust mõjutada ka see, millist liigilise mitmekesisuse komponenti vaadelda. Whitlock (2014), kes analüüsis erinevaid geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelisi seoseid käsitlevaid uurimusi, leidis, et adaptiivse geneetilise mitmekesisuse mõju liigirikkusele ja ühtlusele on erinev. Seos liigirikkuse ja geneetilise mitmekesisuse vahel oli positiivne, liikide ühtluse ja geneetilise mitmekesisuse vahel aga negatiivne. Samas jõudsid Han ja teised autorid (2014) järeldusele, et positiivne seos on hoopis populatsioonidevahelise geneetilise mitmekesisuse ja lokaalse liikide ühtluse vahel, kuid liigirikkuse ja populatsioonidevahelise geneetilise mitmekesisuse vahelist seost nad ei leidnud. Odat *et al.* (2004) aga järeldasid, et seos liikide ühtluse ja geneetilise mitmekesisuse vahel puudub. Selles uurimuses saadud tulemust toetas ka simulatsioonidel põhinev töö, kus leiti, et geneetilise mitmekesisuse seos liikide ühtlusega oli väiksem kui liigirikkusega (Vellend 2005). Seega peaks geneetilise ja liigilise mitmekesisuse uurimisel arvesse võtma erinevaid liigilise mitmekesisuse komponente, sest tulemused võivad sellest sõltuda.

Uurimused, kus kasutati selliseid liigilise mitmekesisuse mõõdikuid, mis arvestasid nii liigirikkust kui ühtlust, on samuti jõudnud erinevate tulemusteni. Simental-Rodríguez *et al.* (2014) jõudsid Hilli indeksit kasutades järelduseni, et geneetiline ja liigiline mitmekesisus on positiivses seoses. Ka Wei ja Jiang (2012) leidsid Simpsoni indeksit kasutades, et looduslikes kooslustes on geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vaheline seos positiivne. Samas järeldasid Xu *et al.* (2016) Shannoni ja Simpsoni indeksit kasutades, et geneetiline ja liigiline mitmekesisus on negatiivselt seotud. Avolio ja Smith (2013), kes kasutasid Shannoni indeksit, geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelist seost ei leidnud. Seega võib erinevate tulemusteni jõuda ka siis, kui kasutada nii liigirikkust kui liikide ühtlust arvesse võtvaid mõõdikuid.

3.2.3. Uuritud liikide arv ja omadused

Valdav enamus töid on uurinud vaid ühe liigi populatsioonide geneetilise mitmekesisuse seost liigilise mitmekesisusega ning vaid üksikutes töödes on samaaegselt analüüsitud mitmete taimeliikide geneetilist elurikkust. Taberlet *et al.* (2012) uurimuses kirjeldati 39 Alpides ja Karpaatides kasvava taimeliigi geneetilist mitmekesisust ning jõuti üldisele järeldusele, et

nendes piirkondades ei ole soontaimede geneetiline ja liigiline mitmekesisus omavahel seotud. Küll aga leiti üksikute taimeliikide puhul positiivseid seoseid ja mõnede liikide puhul negatiivseid seoseid. Seega ei pruugi vaid ühe liigi uurimine anda infot üldisemate seaduspärade kohta.

Kui aga siiski uurida vaid ühe liigi geneetilise mitmekesisuse seoseid liigilise mitmekesisusega, võiks uurimisliik olla koosluses pigem dominantne. Haruldased liigid on ökoloogiliste ja juhuslike protsesside poolt kergemini mõjutatavad ning võivad seega kooslusest suurema tõenäosusega kaduda kui suure ohtrusega dominantsed liigid, mille geneetiline mitmekesisus võib seega avaldada ka tõenäoliselt suuremat mõju liigilisele mitmekesisusele (Wei & Jiang 2012). Seda näitas ka simulatsioonidel põhinev analüüs: geneetilise mitmekesisuse seos liigirikkusega oli väiksem just haruldasemate liikide puhul (Vellend 2005).

Üks põhjuseid, miks Taberlet *et al.* (2012) uurimuses üldiselt kehtivat seaduspära geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahel ei leidnud, võib seisneda taimede omaduste erinevustes. Näiteks võib seose suunda ja olemasolu mõjutada uuritavate taimede eluiga. Häiringuga kasvukohtades kasvavate lühema elueaga taimede geneetilise mitmekesisuse ja koosluse liigilise mitmekesisuse vahel on kirjeldatud positiivseid seoseid (Vellend 2004), kuid sama seost pikema elueaga taimede puhul ei leitud (Wei & Jiang 2012). Selle põhjuseks võib olla asjaolu, et häiringuga (nt kiirtee, turism) kooslustes kasvavatel pikaealistel taimedel ei ole veel häiringu negatiivsed mõjud geneetilisele mitmekesisusele jõudnud avalduda, kuid mõju liigilisele mitmekesisusele on juba olemas (Wei & Jiang 2012).

Mõjutada võib ka see, kas uuritavad taimed kuuluvad samasse funktsionaalsesse gruppi või mitte. He ja Lamont (2009) näitasid, et geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelised seosed on tõenäolisemad samasse funktsionaalsesse gruppi kuuluvate liikide puhul. Uuritud liigi (*Daviesia triflora*) alleelide mitmekesisus ja teiste sama funktsionaalse grupi taimede liigirikkus olid positiivselt seotud. Kui lisati ka funktsionaalsesse gruppi mittekuuluvaid liike, siis seost ei leitud. Põhjuseks võib olla asjaolu, et samas funktsionaalses grupis olevad taimed reageerivad suurema tõenäosusega keskkonna omadustele ning heterogeensusele sarnasel viisil.

Erinevusi võib põhjustada ka liikide taksonoomiline kuuluvus. Näiteks soontaimede ja sammaltaimede levimisvõime on erinev ning seetõttu võib nende seos maastiku vanusega jääajaaegsetes refuugiumites olla erinev, mis võib omakorda mõjutada liigilise mitmekesisuse seost geneetilise mitmekesisusega (Stewart *et al.* 2016).

Lisaks eelnevale võivad oluliseks osutuda ka taimede vahelised suhted. Vellend (2008) uuris simulatsiooni abil konkurentsi ja fasilitatsiooni ehk soodustamise (*facilitation*) rolli geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelise seose kujunemisele. Tulemustest järeldus, et kui koosluses domineerivad konkurentsisuhted, vähendab ühe mitmekesisuse suurendamine teise oma läbi niširuumi vähenemise. Seega tekitab konkurents negatiivseid seoseid. Fasilitatsiooni domineerides olid tulemuseks positiivsed seosed. Fasilitatsioon võib positiivseid seoseid põhjustada, sest tugev soodustav taim (*facilitator*) on koosluses suurema tõenäosusega olemas, kui geneetiline mitmekesisus tõuseb. Lisaks võib üks mitmekesisus suurendada teise biotilist heterogeensust. Mudelites, kus oli hinnatud paralleelselt nii konkurentsi kui ka fasilitatsiooni mõju, saadi aga mitmeid erinevaid tulemusi (Vellend 2008).

3.2.4. Uurimisala eripärad

Geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelist seost võivad mõjutada ka maastiku omadused ja ajalugu. Stewart *et al.* (2016) leidsid, et regionaalne liigirikkus ja suuremaskaalaline geneetiline mitmekesisus on positiivselt seotud ning neid mõjutas omakorda positiivselt maastiku vanus. Seega võib positiivse seose põhjuseks olla maastiku vanus.

Geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelist seost ei leitud aga Alpi ja Karpaatide taimekooslustes (Taberlet *et al.* 2012). Mõlemate piirkondade taimkatte kujunemist on mõjutanud jääaeg. Liigiline mitmekesisus oli mainitud uurimuses seotud kasvukoha heterogeensusega, kuid geneetiline mitmekesisus oli seotud jääajaaegse ja -järgse liikide ajalooga, mis on omakorda seotud jääaja refuugiumite keskkonna ja ökoloogiliste omadustega. Väikestes refuugiumites võis kasvada palju liike, kui kasvukoha heterogeensus oli suur. Refuugiumi tingimustes võis populatsioonide suurus olla aga väike, mis viis omakorda geenitriivi suurenemiseni. Sellised demograafilise ajaloo aspektid võivad mõjuda veel tänapäevalgi ning seetõttu ei pruugi potentsiaalne geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vaheline seos ilmnedagi (Taberlet *et al.* 2012).

Liigilise ja geneetilise mitmekesisuse vahelist seost võib mõjutada ka inimtegevus. Frey *et al.* (2016) leidsid, et 36-67% geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelistest positiivsetest seostest võib olla antropogeense häiringu tagajärg. Inimmõju poolt tekitatud häiringud võivad geneetilist ja liigilist mitmekesisust vähendada peamiselt kahel viisil: (1) kasvukohtade kadumise tulemusena (nt infrastruktuuri ehitamine) ja (2) kasvukohtade keskkonnatingimuste halvenemise tulemusena (nt tallamine ja risustamine) (Frey *et al.* 2016). Sellistes inimõju

poolt häiritud kooslustes võib geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vaheline seos aga ka kaduda, kuna geneetiline ja liigiline reageerivad häiringule erineva kiirusega (Wei & Jiang 2012).

3.2.5. Proovide kogumise meetod ja skaala

Ka proovide kogumise meetod ning koht võib geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelisi seoseid mõjutada. Uuringutes, kus proove on võetud ruumiliselt diskreetsetest üksustest (nt saared, metsafragmendid), on seos üldiselt olnud positiivne ning tugevam kui uuringutes, kus proove on võetud pidevatest kasvukohtadest (Vellend *et al.* 2014). Näiteks leidsid He *et al.* (2008), et laiguliselt paiknevatel liivaluidetel leiduvate taimekoosluste liigiline mitmekesisus oli positiivselt seotud taimepopulatsioonide geneetilise mitmekesisusega. Vastupidiselt eelnevale näitele analüüsisid Taberlet *et al.* (2012) aga taimede geneetilist ja liigilist mitmekesisust Alpides ja Karpaatides, kus uurimisala oli pidev. Uuringu tulemuseks oli geneetilise ja liigilise elurikkuse vahelise seose puudumine. Selline trend võib tuleneda asjaolust, et killustunud kasvukoha liigilise mitmekesisuse kujunemisel omavad suhteliselt suuremat mõju kasvukoha suurus ja isolatsioon. Killustunud kasvukohtades leiduvate taimepopulatsioonide neutraalse geneetilise mitmekesisuse kujunemisel võivad suuremat tähtsust omada geenitriiv ja immigratsioon. Kuna aga suur osa geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vaheliste seoste uurimisest viiakse läbi just neutraalset geneetilist mitmekesisust uurides, tekibki olukord, kus diskreetseid üksusi uurides on geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vaheline seos tugevam (Vellend *et al.* 2014).

Seose tugevust võib mõjutada veel ruumiline skaala, milles mitmekesisusi uuritakse. Stewart *et al.* (2016) jõudsid järeldusele, et regionaalne liigirikkus ja suuremõõtmeline geneetiline mitmekesisus on omavahel tugevamas seoses kui lokaalne liigiline ja geneetiline mitmekesisus.

Ka makro- ja mikroevolutsiooni toimumise erinev kiirus võivad põhjustada erinevusi liigilise ja geneetilise mitmekesisuse vahelistes seostes. Liigilise mitmekesisuse mustrid tekivad üldiselt üsna pika aja jooksul, liigisisese geneetilise mitmekesisuse mustrid aga lühema aja jooksul (Helm *et al.* 2006; Helm *et al.* 2009). Seega võivad küll mustreid mõjutavad protsessid olla sarnased, aga kuna makro- ja mikroevolutsiooni mõjutavad protsessid toimivad erinevatel ajaskaaladel, ei pruugi liigilise ja geneetilise mitmekesisuse vaheline seos makroökoloogilisel skaalal ilmned (Fady & Conord 2010).

3.2.6. Reageering keskkonna omadustele

Geneetiline ja liigiline mitmekesisus võivad reageerida erinevalt keskkonnatingimustele (mulla niiskus, valguse hulk, toitainete hulk jne). Näiteks leidsid Avolio ja Smith (2013), et geneetiline mitmekesisus võib olla negatiivselt korreleeritud mulla niiskusesisaldusega, liigiline mitmekesisus aga hoopis valguse hulgaga ning seega ei olnud geneetiline ja liigiline mitmekesisus omavahel seotud.

Xu *et al.* (2016) uurimuses muudeti mulla fosforisisaldust ning pH-d ja leiti, et kõrgema fosforisisaldusega proovikohtade liigiline mitmekesisus tõusis, geneetiline mitmekesisus aga langes. Liigiline mitmekesisus tõusis ning geneetiline mitmekesisus langes ka kõrgema pH korral. Seega võib mulla omaduste taimedele sobivamaks muutmine küll suurendada liigilist mitmekesisust, kuid vähendada geneetilist mitmekesisust. Põhjuseks võib olla kas suuremast liigirikkusest tingitud keskmise niši suuruse vähenemine või konkurentsist tingitud efektiivse populatsiooni suuruse vähenemine, mis mõlemad kahandavad geneetilist mitmekesisust.

Geneetilise ja liigilise mitmekesisuse sarnane reageerimine teatud keskkonnatingimustele võib põhjustada ka positiivset seost. Mitmetes uurimustes on oletatud, et piki kõrgusgradienti sarnaselt varieeruvat geneetilist ja liigilist mitmekesisust mõjutab eeskätt kõrgusgradiendiga seotud niiskuse ja temperatuuri muutus (He *et al.* 2008; Wei & Jiang 2012).

3.2.7. Mutatsioonide esinemise sagedus

Tihti jäetakse geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vaheliste seoste uurimisel mutatsioonide ning liigitekke roll tähelepanuta, sest need on teiste ökoloogiliste protsessidega võrreldes üsna aeglased. Laroche *et al.* (2015) uurisid lisaks immigratsioonimäärale ja konkurentsile simulatsioonide abil ka mutatsioonimäära mõju liigilise ja geneetilise mitmekesisuse vaheliste seoste kujunemisele. Ilmnes, et madala mutatsioonimäära korral tekitab migrantide hulga varieerumine kasvukohtade vahel positiivseid geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelisi seoseid. Kõrge mutatsioonimäära korral võivad mutatsiooni, migratsiooni ja konkurentsi vahelised koosmõjud tekitada geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahel hoopis negatiivseid seoseid.

4. Geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelise seose tähtsus looduskaitstes

Geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelise positiivse seose olemasolu lihtsustaks looduskaitselist tegevust olulisel määral, sest liigilise mitmekesisuse kaitseks rakendatavad looduskaitsetegevused võimaldaks tagada ka geneetilise mitmekesisuse püsijäämise. Lisaks oleks võimalik hinnata geneetilist mitmekesisust liigilise mitmekesisuse abil, mille mõõtmine on meetoodiliselt lihtsam ja odavam (Taberlet *et al.* 2012). Juhul kui liigilist mitmekesisust on raske mõõta, võib kõne alla tulla ka selle hindamine geneetilise mitmekesisuse kaudu (Kahilainen *et al.* 2014).

Nagu käesolevas töös käsitletud uurimused näitavad, ei ole paraku kõik geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelised seosed positiivsed. Seetõttu peaks looduskaitselikes tegevuses positiivse suhte eeldamisse suhtuma äärmiselt ettevaatlikult. Selleks, et üht mitmekesisust kasutada teise mõõtmiseks, peaks olema teada, mis on seose põhjustajaks. Näiteks kui seost põhjustab kasvukoha pindala, on positiivse seose olemasolu üsna tõenäoline. Kui seose põhjuseks on keskkonna heterogeensus, ei ole seose suund aga nii kergesti määratletav (Kahilainen *et al.* 2014). Samuti võib seose olemasolu või puudumist mõjutada maastiku ajalugu, liikide eripära ja muud põhjused, mistõttu tuleks eelduse paikapidavust hinnates lähtuda vaadeldava ala, aga ka uuritavate liikide kontekstist.

Kui üldised seaduspärad geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vaheliste seoste kohta puuduvad, võib geneetilise mitmekesisuse kaitse kannatada, sest suurem osa kaitsealadest on orienteeritud peamiselt liigilise mitmekesisuse säilitamisele. Selle vältimiseks võiks näiteks osade kaitsealade eesmärgiks seada eeskätt geneetilise mitmekesisuse kaitsmise (Taberlet *et al.* 2012).

Arvatavasti on geneetilise mitmekesisuse kaitset negatiivselt mõjutanud looduskaitsetegevuse majanduslik aspekt: valdavalt püütakse kaitsmis- ja taastamistegevuste kulutusi minimeerida. See on ka üks põhjuseid, miks tahetakse võimalikult palju erinevaid kasvukohti kaitsta võimalikult väiksel pindalal. Seetõttu eelistatakse suurema kasvukohtade heterogeensussega alasid, mis aga võimaldab kaitsta just eeskätt liigilist mitmekesisust, mitte aga ilmtingimata geneetilist mitmekesisust. Suurema heterogeensussega keskkonnas võib küll kasvada rohkem liike, kuid samal ajal võib väheneda populatsioonide suurus, mis omakorda suurendab geenitriivi ning ohustab geneetilist mitmekesisust (Kahilainen *et al.* 2014).

Kuna geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelised seosed ei ole alati samasugused, ei tohiks eeldada, et liigilise mitmekesisuse säilitamine tagab ka geneetilise mitmekesisuse püsijäämise. Siiski võib öelda, et hoolikas geneetilise mitmekesisuse säilitamine võib viia fookuses olevate liikide populatsioonide parema jätkusuutlikkuseni ja selle kaudu tagada liigilise mitmekesisuse parema kaitse (Whitlock 2014).

Kokkuvõte

Bioloogilise mitmekesisuse võib jagada kolmeks osaks: elurikkuseks ökosüsteemide tasandil, liigiliseks mitmekesisuseks ja geneetiliseks mitmekesisuseks ehk liigisiseseks varieeruvuseks. Valdav osa looduskaitsetegevusest keskendub liigilise mitmekesisuse säilitamisele, kuna eelduste kohaselt peegeldab liigiline mitmekesisus ka elurikkuse geneetilist komponenti. Käesolevas bakalaureusetöös käsitletakse geneetilise ja liigilise mitmekesisuse olemust ning analüüsitakse teaduskirjanduse abil mehhanisme ja tegureid, mis nende kahe elurikkuse komponendi vahelist seost mõjutada võivad.

Töös vaadeldakse kolme põhilisemat geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelisi seoseid kujundavat mehhanismi. Esiteks, geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelised seosed võivad kujuneda paralleelsete protsesside tulemusena: kasvukoha omadused või muud tegurid mõjutavad sarnaselt nii geneetilist kui liigilist mitmekesisust. Põhilised geneetilise mitmekesisuse mõjutajad on geenitriiv, geenivool, mutatsioonid ja looduslik valik. Analoogsed protsessid (juhuslikud muutused liikide sagedustes, migratsioon, liigiteke ja keskkonna heterogeensus) mõjutavad ka liigilist mitmekesisust. Lisaks võivad nii liigilist kui geneetilist mitmekesisust eelnimetatud protsesside mõjutamise kaudu sarnaselt suurendada või kahandada ka kasvukohtade vaheline sidusus ja pindala ning teised tegurid. Teiseks, geneetiline mitmekesisus võib otseselt mõjutada liigilist mitmekesisust dominantse liigi geneetilise mitmekesisuse kaudu, mis võib erinevate liikide olemasolu vastavalt olukorrale kas soodustada või takistada. Kolmandaks, ka liigiline mitmekesisus võib avaldada otsest mõju geneetilisele mitmekesisusele. Selle mehhanismi seletamiseks on kaks vastanduvat teooriat. Esimene teooria väidab, et populatsioonid, millel on vähem teistest liikidest konkurente ning mis omavad laiemaid nišše, on kõrgema geneetilise mitmekesisusega. Teise teooria kohaselt võivad erinevad liigid eelistada erinevaid uuritava liigi genotüüpe, seega kaasneks liigilise mitmekesisuse kasvuga kõrgem geneetiline mitmekesisus.

Erinevate mehhanismide koostoimel võib geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahel esineda nii positiivseid kui ka negatiivseid seoseid. Lisaks eelnevalt väljatoodule võivad seose olemasolu, suunda või selle puudumist mõjutada ka teised faktorid. Näiteks võib osutuda oluliseks see, kas geneetilise mitmekesisuse hindamiseks kasutatakse neutraalseid või adaptiivseid markereid ning kas liigilise mitmekesisuse hindamisel on arvestatud nii

liigirikkuse kui ka liikide ühtlusega. Tulemust võivad mõjutada ka uuritud liikide omadused, uurimisala eripärad ning proovide kogumise meetod.

Kuna vaadeldud uurimuste põhjal võib järeldada, et geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vaheline seos varieerub sõltuvalt kontekstist, ei tohiks ka looduskaitse tegevuses eeldada geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelist positiivset seost. Positiivse seose eeldamine, ilma et võetaks arvesse uuritava ala ja liikide konteksti ning võimalikke seost põhjustavaid mehhanisme, võib kahjustada elurikkuse kaitset.

Summary

Relationship between genetic diversity and species diversity of plants

Biological diversity can be divided into three components: ecosystem diversity, species diversity and genetic diversity (intra-specific diversity). The majority of conservation activities are focused on maintaining species diversity, because species diversity is expected to also reflect genetic diversity. Current bachelor thesis addresses the nature of genetic and species diversity, and with the help of scientific literature investigates the mechanisms and factors affecting these two components of diversity.

Three major mechanisms shaping the correlations between genetic and species diversity have been proposed. First, the relationship may be the consequence of parallel processes encompassing the characteristics of a habitat or other factors that influence genetic and species diversity in a similar way. The main processes influencing genetic diversity are genetic drift, gene flow, mutations and natural selection. Analogous processes (random changes in the frequency of species, migration, speciation, environmental heterogeneity) influence also species diversity. In addition, genetic and species diversity can be increased or decreased by connectivity between habitats, habitat area and other factors acting through processes mentioned above. Secondly, genetic diversity can influence species diversity through the genetic diversity of a dominant species, which can either promote or prevent the presence of different species. Thirdly, species diversity may also directly affect genetic diversity. There are two theories explaining this mechanism. The first theory declares that populations with less competitors from other species and with broader niches have higher genetic diversity. However, according to the second theory different species may prefer different genotypes of focal species thus causing an increase in genetic diversity.

Interactions between the different mechanisms can result in positive or negative correlations between genetic and species diversity. There are also other factors influencing whether the correlation exists and which direction it has. For instance, the relationship may depend on the type of markers (neutral or adaptive) and the measure of species diversity (species richness, evenness or a measure combining both). Results may also be affected by the characteristics of the study species, specifics of the study area and the method of collecting samples.

Studies examined in the current thesis indicate that the correlation between genetic and species diversity varies depending on the context. Therefore, positive correlations between genetic and species diversity should not be expected in conservation activities. Assuming a positive correlation between genetic and species diversity without taking into account habitat area and species characteristics, and possible mechanisms causing the correlation may jeopardize effective conservation of biodiversity.

Tänuavaldused

Tänan väga oma juhendajaid Tsipe Aavikut ja Marge Thetloff, kes andsid palju asjakohaseid nõuandeid ning olid töö kirjutamisel suureks abiks.

Kasutatud kirjandus

- Aarssen, L.W., 1983. Ecological Combining Ability and Competitive Combining Ability in Plants: Toward a General Evolutionary Theory of Coexistence in Systems of Competition. *Am. Nat.* 122, 707–731.
- Adams, R.I., Vellend, M., 2011. Species diversity of grasses promotes genotypic diversity of clover populations in simulated communities. *Oikos* 120, 1584–1594.
- Avolio, M.L., Smith, M.D., 2013. Correlations between genetic and species diversity: effects of resource quantity and heterogeneity. *J. Veg. Sci.* 24, 1185–1194.
- Balkenhol, N., Cushman, S., Storfer, A., Waits, L., 2015. *Landscape Genetics: Concepts, Methods, Applications*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L., Saccone, P., Schiffrers, K., Seifan, M., Touzard, B., Michalet, R., 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *J. Ecol.* 96, 18–34.
- Csergő, A.M., Hufnagel, L., Höhn, M., 2014. Original Research Article: Positive relationship between genetic- and species diversity on limestone outcrops in the Carpathian Mountains. *Ecol. Complex.* 20, 233–239.
- Ehlers, B.K., Damgaard, C.F., Laroche, F., 2016. Intraspecific genetic variation and species coexistence in plant communities. *Biol. Lett.* 12, 20150853.
- Etter, P.D., Bassham, S., Hohenlohe, P.A., Johnson, E.A., Cresko, W.A., 2011. SNP Discovery and Genotyping for Evolutionary Genetics Using RAD Sequencing. *Methods Mol. Biol.* Clifton NJ 772, 157–178.
- Fady, B., Conord, C., 2010. Macroecological patterns of species and genetic diversity in vascular plants of the Mediterranean basin. *Divers. Distrib.* 16, 53–64.
- Frankham, R., Ballou, J.D., Briscoe, D.A., 2004. *A primer of conservation genetics*. Cambridge University Press, Frankham, Richard; Macquarie University, James Cook University, Sydney.
- Frey, D., Arrigo, N., Granereau, G., Sarr, A., Felber, F., Kozłowski, G., 2016. Parallel declines in species and genetic diversity driven by anthropogenic disturbance: a multispecies approach in a French Atlantic dune system. *Evol. Appl.* 9, 479–488.

- Glémin, S., Bazin, E., Charlesworth, D., 2006. Impact of mating systems on patterns of sequence polymorphism in flowering plants. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 273, 3011–3019.
- Han, Q., Wang, G., Li, W., Liu, F., 2014. Genetic diversity of *Potamogeton pectinatus* L. in relation to species diversity in a pair of lakes of contrasting trophic levels. *Biochem. Syst. Ecol.* 57, 60–66.
- Hauser, T.P., Loeschcke, V., 1996. Drought Stress and Inbreeding Depression in *Lychnis flos-cuculi* (*Caryophyllaceae*). *Evolution* 50, 1119–1126.
- Heinaru, A., 2012. Geneetika. Õpik kõrgkoolile. Tartu Ülikooli Kirjastus, Tartu.
- Helm, A., Hanski, I., Pärtel, M., 2006. Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. *Ecol. Lett.* 9, 72–77.
- Helm, A., Oja, T., Saar, L., Takkis, K., Talve, T., Pärtel, M., 2009. Human influence lowers plant genetic diversity in communities with extinction debt. *J. Ecol.* 97, 1329–1336.
- He, T., Lamont, B.B., 2009. Species versus genotypic diversity of a nitrogen-fixing plant functional group in a metacommunity. *Popul. Ecol.* 52, 337–345.
- He, T., Lamont, B.B., Krauss, S.L., Enright, N.J., Miller, B.P., 2008. Covariation between Intraspecific Genetic Diversity and Species Diversity within a Plant Functional Group. *J. Ecol.* 96, 956–961.
- Holderegger, R., Kamm, U., Gugerli, F., 2006. Adaptive vs. neutral genetic diversity: implications for landscape genetics. *Landsc. Ecol.* 21, 797–807.
- Holderegger, R., Wagner, H.H., 2008. Landscape Genetics. *BioScience* 58, 199–207.
- Kahilainen, A., Puurtinen, M., Kotiaho, J.S., 2014. Conservation implications of species–genetic diversity correlations. *Glob. Ecol. Conserv.* 2, 315–323.
- Kalinowski, S.T., 2004. Counting Alleles with Rarefaction: Private Alleles and Hierarchical Sampling Designs. *Conserv. Genet.* 5, 539–543.
- Koelling, V.A., Hamrick, J.L., Mauricio, R., 2011. Genetic diversity and structure in two species of *Leavenworthia* with self-incompatible and self-compatible populations. *Heredity* 106, 310–318.
- Laroche, F., Jarne, P., Lamy, T., David, P., Massol, F., Berger, A.E.U., Bronstein, E.J.L., 2015. A Neutral Theory for Interpreting Correlations between Species and Genetic Diversity in Communities. *Am. Nat.* 185, 59–69.
- Leimu, R., Mutikainen, P., Koricheva, J., Fischer, M., 2006. How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation? *J. Ecol.* 94, 942–952.

- Leimu, R., Vergeer, P., Angeloni, F., Ouborg, N.J., 2010. Habitat fragmentation, climate change, and inbreeding in plants. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1195, 84–98.
- Levin, S.A., Carpenter, S.R., Godfray, H.C.J., Kinzig, A.P., Loreau, M., Losos, J.B., Walker, B., Wilcove, D.S., Morris, C.G. (Eds.), 2009. *The Princeton Guide to Ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Manel, S., Joost, S., Epperson, B.K., Holderegger, R., Storfer, A., Rosenberg, M.S., Scribner, K.T., Bonin, A., Fortin, M.-J., 2010. Perspectives on the use of landscape genetics to detect genetic adaptive variation in the field. *Mol. Ecol.* 19, 3760–3772.
- Nestmann, S., Sretenovic Rajicic, T., Dehmer, K.J., Fischer, M., Schumacher, J., Roscher, C., 2011. Plant species diversity and composition of experimental grasslands affect genetic differentiation of *Lolium perenne* populations. *Mol. Ecol.* 20, 2188–2203.
- Odat, N., Hellwig, F.H., Jetschke, G., Fischer, M., 2010. On the relationship between plant species diversity and genetic diversity of *Plantago lanceolata* (*Plantaginaceae*) within and between grassland communities. *J. Plant Ecol.* 3, 41–48.
- Odat, N., Jetschke, G., Hellwig, F.H., 2004. Genetic diversity of *Ranunculus acris* L. (*Ranunculaceae*) populations in relation to species diversity and habitat type in grassland communities. *Mol. Ecol.* 13, 1251–1257.
- Puşçaş, M., Taberlet, P., Choler, P., 2008. No positive correlation between species and genetic diversity in European alpine grasslands dominated by *Carex curvula*. *Divers. Distrib.* 14, 852–861.
- Reed, D.H., Frankham, R., 2003. Correlation between Fitness and Genetic Diversity. *Conserv. Biol.* 17, 230–237.
- Reed, D.H., Frankham, R., 2001. How closely correlated are molecular and quantitative measures of genetic variation? A meta-analysis. *Evol. Int. J. Org. Evol.* 55, 1095–1103.
- Rosenzweig, M.L., 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Selkoe, K.A., Toonen, R.J., 2006. Microsatellites for ecologists: a practical guide to using and evaluating microsatellite markers. *Ecol. Lett.* 9, 615–629.
- Silvertown, J., Biss, P.M., Freeland, J., 2009. Community genetics: resource addition has opposing effects on genetic and species diversity in a 150-year experiment. *Ecol. Lett.* 12, 165–170.
- Simental-Rodríguez, S.L., Quiñones-Pérez, C.Z., Moya, D., Hernández-Tecles, E., López-Sánchez, C.A., Wehenkel, C., 2014. The relationship between species diversity and

- genetic structure in the rare *Picea chihuahuana* tree species community, Mexico. Plos One 9, e111623–e111623.
- Stewart, L., Alsos, I.G., Bay, C., Breen, A.L., Brochmann, C., Boulanger-Lapointe, N., Broennimann, O., Bültmann, H., Bøcher, P.K., Damgaard, C., Daniëls, F.J.A., Ehrlich, D., Eidesen, P.B., Guisan, A., Jónsdóttir, I.S., Lenoir, J., le Roux, P.C., Lévesque, E., Luoto, M., Nabe-Nielsen, J., Schönswetter, P., Tribsch, A., Tveraabak, L.U., Virtanen, R., Walker, D.A., Westergaard, K.B., Yoccoz, N.G., Svenning, J.-C., Wisz, M., Schmidt, N.M., Pellissier, L., 2016. The regional species richness and genetic diversity of Arctic vegetation reflect both past glaciations and current climate. Glob. Ecol. Biogeogr. 25, 430–442.
- Taberlet, P., Zimmermann, N.E., Englisch, T., Tribsch, A., Holderegger, R., Alvarez, N., Niklfeld, H., Coldea, G., Mirek, Z., Moilanen, A., Ahlmer, W., Marsan, P.A., Bona, E., Bovio, M., Choler, P., Cieślak, E., Colli, L., Cristea, V., Dalmás, J.-P., Frajman, B., Garraud, L., Gaudeul, M., Gielly, L., Gutermann, W., Jogan, N., Kagalo, A.A., Korbecka, G., Küpfer, P., Lequette, B., Letz, D.R., Manel, S., Mansion, G., Marhold, K., Martini, F., Negrini, R., Niño, F., Paun, O., Pellecchia, M., Perico, G., Piękoś-Mirkowa, H., Prosser, F., Puşcaş, M., Ronikier, M., Scheuerer, M., Schneeweiss, G.M., Schönswetter, P., Schratt-Ehrendorfer, L., Schüpfer, F., Selvaggi, A., Steinmann, K., Thiel-Egenter, C., van Loo, M., Winkler, M., Wohlgemuth, T., Wraber, T., Gugerli, F., Vellend, M., 2012. Genetic diversity in widespread species is not congruent with species richness in alpine plant communities. Ecol. Lett. 15, 1439–1448.
- The Convention on Biological Diversity. [<https://www.cbd.int/convention/>]. 8. april 2016
- Tuomisto, H., 2010. A consistent terminology for quantifying species diversity? Yes, it does exist. Oecologia 164, 853–860.
- Van Valen, L., 1965. Morphological Variation and Width of Ecological Niche. Am. Nat. 99, 377–390.
- Varshney, R.K., Graner, A., Sorrells, M.E., 2005. Genic microsatellite markers in plants: features and applications. Trends Biotechnol. 23, 48–55.
- Vellend, M., 2008. Effects of diversity on diversity: consequences of competition and facilitation. Oikos 117, 1075–1085.
- Vellend, M., 2006. The Consequences of Genetic Diversity in Competitive Communities. Ecology 87, 304–311.
- Vellend, M., 2005. Species Diversity and Genetic Diversity: Parallel Processes and Correlated Patterns. Am. Nat. 166, 199–215.

- Vellend, M., 2004. Parallel effects of land-use history on species diversity and genetic diversity of forest herbs. *Ecology* 85, 3043–3055.
- Vellend, M., Geber, M.A., 2005. Connections between species diversity and genetic diversity. *Ecol. Lett.* 8, 767–781.
- Vellend, M., Lajoie, G., Bourret, A., Múrria, C., Kembel, S.W., Garant, D., 2014. Drawing ecological inferences from coincident patterns of population- and community-level biodiversity. *Mol. Ecol.* 23, 2890–2901.
- Wei, X., Jiang, M., 2012. Contrasting relationships between species diversity and genetic diversity in natural and disturbed forest tree communities. *New Phytol.* 193, 779–786.
- Whitlock, R., 2014. Relationships between adaptive and neutral genetic diversity and ecological structure and functioning: a meta-analysis. *J. Ecol.* 102, 857–872.
- Xu, W., Liu, L., He, T., Cao, M., Sha, L., Hu, Y., Li, Q., Li, J., 2016. Soil properties drive a negative correlation between species diversity and genetic diversity in a tropical seasonal rainforest. *Sci. Rep.* 6.
- Young, A., Boyle, T., Brown, T., 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends Ecol. Evol.* 11, 413–418.

Lisad

Lisa 1. Sõnastik (põhineb üldgeneetika õpikul (Heinaru 2012))

Alleel (*allele*) - Kromosoomi lookuses olev üks kahest või mitmest alternatiivsest geeniteisendist, mis tähistatakse sama põhisümboliga (nt alleelid a^+ ja a).

Fenotüüp (*phenotype*) - Organismi vaadeldavad tunnused, mis on määratud tema genotüübi ja keskkonnategurite koostoimes.

Geenitriiv e. juhuslik geenitriiv (*genetic drift; random genetic drift*) - Alleelisageduste muutus väikese ristuva populatsiooni põlvkondades juhuslike kõrvalekallete tõttu.

Geenivool (*gene flow*) - Geenide levik ühest populatsioonist teise isendite migratsioonil. Sellega kaasneb tavaliselt alleelisageduste muutus, mõnikord uute (mutantsete) alleelide sisenemine genofondi.

Genotüüp (*genotype*) - Organismi geneetiline struktuur (geenilookuste alleelne koosseis).

Hardy-Weinbergi tasakaal e. Hardy-Weinbergi printsiip (*Hardy-Weinberg principle; Hardy-Weinberg equilibrium*) - Matemaatiline seaduspärasus, mis võimaldab määrata populatsioonis juhuslike ristamiste korral genotüüpide sagedusi lähtuvalt olemasolevatest alleelisagedustest.

Lookus (*locus*) - Kindel koht kromosoomis, kus asub geen (üks tema alleelidest).

Molekulaarne marker (*molecular marker*) - Spetsiifiline DNA-järjestus, mida saab kasutada tunnusena.

Nukleotiid (*nucleotide*) - DNA- ja RNA-molekuli alaüksus, mis koosneb fosfaatgrupist, suhkrust ja lämmastikku sisaldavast orgaanilisest alusest.

Polümeraasi ahelreaktsioon (PCR) (*Polymerase chain reaction; PCR*) - Kindla DNA-järjestuse amplifikatsioon *in vitro* tingimustes, mis toimub paljukordse denaturatsiooni, oligonukleotiidsete praimerite hübridatsiooni ja polünukleotiidi sünteesi tsüklite tulemusel.

Praimer (*primer*) - Lühike nukleotiidijärjestus, millelt initsieeritakse DNA sünteesi.

Pudelikaelaefekt (*bottleneck effect*) - Geenitriivi erivorm, mille puhul populatsiooni arvukus on ajutiselt drastiliselt alanenud.

Rajajaefekt (*founder effect*) - Emapopulatsioonist irdunud indiviidide grupp, kes paneb aluse uue populatsiooni tekkele. Geenitriivi erimehhanism.

Lisa 2. Ülevaade töös kasutatud üksikuurimustest

| Viide | Liik/liigid, mille geneetilist mitmekesisust uuriti | Adaptiivne/ neutraalne geneetiline mitmekesisus | Geneetilise mitmekesisuse indikaator | Liigilise mitmekesisuse indikaator | Geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelise seose suund (positiivne +, negatiivne -, puuduv 0) | Geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelist seost mõjutav tegur või protsess |
|------------------------------|---|--|---|--|---|--|
| Avolio & Smith 2013 | <i>Andropogon gerardii</i> | neutraalne* | genotüüpide mitmekesisus (<i>genotype richness</i>), geneetiline erinevus (<i>genomic dissimilarity</i>) | liigirikkus, ühtlus ja Shannoni indeks | 0 | geneetilist mitmekesisust mõjutas negatiivselt mulla niiskus, liigilist mitmekesisust mõjutas negatiivselt valguse ja lämmastiku hulk, positiivselt valguse heterogeensus |
| Csergo <i>et al.</i> 2014 | <i>Saponaria bellidifolia</i> | neutraalne* | keskmise RAPD bändide (<i>bands</i>) mitmekesisus, oodatav heterosügootsus (H_E) | liigirikkus | + | taimekoosluste arv |
| Frey <i>et al.</i> 2016 | <i>Cakile maritima</i> , <i>Linaria thymifolia</i> , <i>Eryngium maritimum</i> , <i>Galium arenarium</i> , <i>Hieracium eriphorum</i> , <i>Astragalus baionensis</i> , <i>Alyssum loiseleurii</i> | neutraalne | Shannoni indeks | liigirikkus | + | valdavalt inimõju |
| Han <i>et al.</i> 2014 | <i>Potamogeton pectinatus</i> | neutraalne* | polümorfsete bändide (<i>bands</i>) arv (A), polümorfsete lookuste protsent (P_p), oodatav heterosügootsus (H_E), geneetiline erinevus (<i>gene differentiation</i> (G_{ST})), Shannoni indeks (I) | liigirikkus ja ühtlus | ühtlusega +; liigirikkusega 0 | erinevused liikide ühtluses, keskkonna heterogeensus |
| He <i>et al.</i> 2008 | <i>Banksia attenuata</i> | neutraalne* | alleelide arv lookuse kohta ja heterosügootsus | liigirikkus ja ühtlus | + | luidete kõrgus |

| | | | | | | |
|--|--|-------------|--|---|---|--|
| He & Lamont 2009 | <i>Daviesia triflora</i> | neutraalne* | alleelide mitmekesisus (<i>allelic richness</i> (N_a)) | liigirikkus | funktsionaalse grupi sees +; grupist väljas 0 | kuuluvus samasse funktsionaalsesse gruppi |
| Nestmann <i>et al.</i> 2011 | <i>Lolium perenne</i> | neutraalne* | geneetiline erinevus (<i>genetic differentiation</i>), oodatav heterosügootsus (H_E) | liigirikkus | - | liigirikkus |
| Odat <i>et al.</i> 2004 | <i>Ranunculus acris</i> | neutraalne* | oodatav heterosügootsus (H_E) | ühtlus | 0 | kasvukoha omadused mõjutavad taimede geneetilist mitmekesisust |
| Odat <i>et al.</i> 2010 | <i>Plantago lanceolata</i> | neutraalne* | oodatav heterosügootsus (H_E) | liigirikkus ja ühtlus | + | abiootilised keskkonna omadused |
| Puscas <i>et al.</i> 2008 | <i>Carex curvula</i> | neutraalne* | AFLP bändide mitmekesisus (<i>AFLP band richness, AFLP band diversity</i>) | liigirikkus ja ühtluse indeks ($E_{1/D}$) | 0 | geneetiline ja liigiline mitmekesisus reageerisid kvaternaari temperatuurimuutustest põhjustatud sobivate elukohtade ruumilisele dünaamikale erinevalt |
| Silvertown <i>et al.</i> 2009 | <i>Anthoxanthum odoratum</i> | pole teada | Nei mitmekesisus (h) | liigirikkus | 0 | ressursside hulk mõjutab geneetilist mitmekesisust positiivselt |
| Simental- Rodriguez <i>et al.</i> 2014 | <i>Picea chihuahuana, Pinus strobiformis, Pseudotsuga menziesii and Populustremuloides</i> | adaptiivne | Hilli indeks | Hilli indeks | + | arvatavasti ökoloogiliste ja/või keskkonnafaktorite kombinatsioon |
| Stewart <i>et al.</i> 2016 | 23 soontaimeliiki | neutraalne* | mitmekesisus (D), hinnatud kui keskmine paaride erinevuste osakaal üksikutes AFLP profiilides | liigirikkus | + | maastiku vanus |

| | | | | | | |
|-----------------------------|--|-------------|--|---|-----------------------------------|---|
| Taberlet <i>et al.</i> 2012 | 39 Alpides ja Karpaatides kasvavat liiki | neutraalne | oodatav heterosügootsus (H_E) | liigirikkus | 0 | liigilist mitmekesisust mõjutavad keskkonnatingimused, geneetilist mitmekesisust aga protsessid, mis põhjustasid jäävabade alade asustamise pärast jääaega. |
| Vellend 2004 | <i>Trillium grandiflorum</i> | neutraalne* | alleelide mitmekesisus (<i>allelic richness</i>), oodatav heterosügootsus (H_E) | liigirikkus ja ühtlus | + | maakasutuse ajalugu ning populatsioonide ja koosluste suurus |
| Wei & Jiang 2012 | <i>Euptelea pleiospermum</i> | neutraalne* | alleelide mitmekesisus (<i>allelic richness</i> (A_R)) ja oodatav heterosügootsus (H_E) | liigirikkus ja Simpsoni indeks | looduslik mets +; häiritud mets 0 | metsa majandamine |
| Xu <i>et al.</i> 2016 | <i>Beilschmiedia roxburghiana</i> | neutraalne | alleelide mitmekesisus (<i>allelic richness</i> (N_a)), Shannoni indeks, Simpsoni indeks | liigirikkus, Shannoni indeks, Simpsoni indeks | - | mulla omadused |

*Artiklis ei olnud otseselt välja toodud, kas uuritud oli neutraalset või adaptiivset geneetilist mitmekesisust, kuid kasutatud meetodite põhjal võib eeldada, et uuritud oli neutraalset geneetilist mitmekesisust.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Iris Reinula

(sünnikuupäev 04.06.1994)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Taimede geneetilise ja liigilise mitmekesisuse vahelised seosed“,

mille juhendajad on Tsipe Aavik ja Marge Thetloff,

1.1. reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

1.2. üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, 19.05.2016